

**NOUVEAUX APPORTS À LA THÉORIE  
DE L'ARTHROGENÈSE  
DE L'APPENDICE ARACHNIDIEN**

Par MICHEL EMERIT

La morphologie de la patte des Aranéides a fait l'objet de nombreux travaux, mais peu d'entre eux ont dépassé un stade purement analytique. Des recherches entreprises de 1962 à 1969 sur l'appendice de *Gasteracantha versicolor* (Walck.) (Aranéides, Argiopidae) m'ont permis d'apporter un ensemble de preuves à la théorie de l'arthrogenèse de l'appendice arachnidien, énoncée par M. VACHON (1945) (1 ; 2). Selon cette théorie, l'appendice, composé initialement d'une coxa et d'un télépodite (ce dernier terminé par un apotèle qui donnera la griffe), aurait évolué par segmentations successives, donnant d'abord des protoarticles (protocoxa, profémur et tibiotarse), lesquels donneraient ensuite les articles définitifs par segmentations intercalaires. La correspondance de la segmentation de la patte des Aranéides avec la patte primitive serait la suivante :

<i>Type primitif</i>	<i>Type de transition</i>	<i>Type Aranéide</i>
Coxa.....	Coxa .....	Coxa
Profémur .....	Profémur.....	}
	Prototibia.....	
	}	Fémur
		Prototarse .....
Tibiotarse.....		Tibia
		Basitarse
		Tarse

### 1. Segmentation intercalaire

Les nouveaux apports morphologiques à la théorie de l'arthrogenèse de l'appendice arachnidien ressortent de l'étude de la musculature, du système nerveux périphérique, enfin de l'équipement mécanorécepteur de la patte.

#### A. MUSCULATURE

Il existe chez *Gasteracantha versicolor* (M. EMERIT, 1969) (3) dix muscles dans la coxa et vingt-deux muscles dans le télépodite, qui proviennent de deux sortes de zones myogènes :

— des zones dorsales relativement étendues, à partir desquelles se différencient des muscles dorsaux et dorso-latéraux ;

— des zones ventrales et latéro-ventrales, représentées par une étroite surface située à une articulation proximale et donnant naissance à des muscles ventraux et ventro-dorsaux.

Le rejet en position dorsale de toutes les articulations situées distalement au trochanter entraîne la disparition de certains muscles, les muscles restants ayant une action de flexeurs (D. A. PARRY, 1957) (4).

Il est possible de classer les muscles en deux catégories : les uns, issus d'un article, s'insèrent par un tendon sur l'article suivant : je les nomme *muscles courts*. Les autres, issus d'un article, traversent l'article suivant sans s'y fixer : ce sont les *muscles longs*.

Les muscles « longs » pourraient être phylogénétiquement les plus anciens. Ils correspondraient à la musculature des protoarticles. Lors du découpage de ces protoarticles en articles définitifs, les nécessités de la motricité des articulations nouvelles auraient entraîné l'apparition d'une musculature « courte ». C'est ainsi par exemple, que dans la patelle, le muscle *flexor tibiae brevis* de H. FRANK (ce que j'ai désigné comme n° 23) est un muscle « court », qui relie le muscle « long » *flexor tibiae longus* de H. FRANK (5) (mon n° 25), avec lequel il présente un tendon commun.

Je compte ainsi comme muscles « longs » :

le muscle 9 de D. A. PARRY (4) ou de L. S. DILLON (6) (mon n° 1), et le n° 52 de W. F. WHITEHEAD et J. G. REMPEL (7) (mon n° 2), qui relie la coxa au fémur ;

le *depressor tibiae* de L. S. DILLON (mon n° 25), qui pourrait représenter la musculature dorso-ventrale reliant les protoarticles fémur et tibiotarse, la musculature ventrale « longue » étant représentée à ce stade là par mes muscles n° 14 et 15 (= 14, 15, 16 de D. A. PARRY) (4) ;

la musculature de l'apotele, constituée chez les Arachnides par deux groupes musculaires à action antagoniste : un groupe dorsal, représenté par le *depressor pretarsi* de L. S. DILLON (mes n°s 30 et 31), et un groupe dorso-ventral (le *laevator pretarsi* de L. S. DILLON (mon n° 32)). Ces deux groupes sont reliés chacun à l'apotele par un long tendon.

Les autres muscles sont du type « court ». Il existe typiquement un groupe musculaire dorso-ventral par article, aux trois exceptions près indiquées ci-dessous.

Il existe deux groupes dorso-ventraux au lieu d'un dans le fémur, qui se comporte à cet égard comme ayant conservé la valeur de deux unités d'arthrogenèse, malgré la séparation du trochanter. Cela entraîne comme conséquence que le trochanter est dépourvu de groupe musculaire dorso-ventral orienté dans le sens normal (somato-distal).

En compensation, le fémur aurait envoyé dans le trochanter un faisceau dorso-ventral *inversé* (le n° 8 de L. S. DILLON = mes n°s 12 et 13).

L'absence de musculature « courte » dans le basitarse s'explique par le fait que c'est le prototarse qui a subi les arrêts de croissance les plus importants, de sorte qu'il n'a pu se résoudre entièrement en deux articles secondaires : l'articulation est incomplète et la musculature correspondante ne s'est pas développée.

## B. INNERVATION

La patte des Aranéides possède une innervation axiale, constituée par trois nerfs parallèles (A, B et C), accolés à un sinus axial : D. A. PARRY, 1960 (8), W. RATHMAYER, 1966 (9), M. EMERIT, 1967 (10) ; 1969 (3). Ces trois nerfs ont des fonctions indépendantes : le nerf A est proprioceptif ; le nerf B dessert

les muscles ; seul le nerf C, qui dessert les mécanorécepteurs de la patte, nous intéresse ici.

Du nerf C part, à trois niveaux différents, un faisceau de quatre nerfs par niveau, allant aux trichobothries et aux divers poils.

Ces trois niveaux d'innervation trahissent la segmentation primitive de la patte, puisque chaque groupe d'articles, (trochanter + fémur) (tibia) (basitarse + tarse), a une innervation indépendante.

J'ai donné en 1969 un plan général de cette innervation mécanoréceptrice et ai montré en 1967 qu'elle était vraisemblablement issue, non du complexe axial, mais des champs mécanorécepteurs hypodermiques de chaque article.

Que penser de l'existence, dans l'articulation coxo-trochantérique, d'un ganglion auquel aboutit un nerf coxal distinct du nerf axial A (M. EMERIT, 1969) (3) ? Cette disposition double celle qui a été décrite par D. A. PARRY (1960) (8), et qui existe aussi chez *Gasteracantha versicolor* (M. EMERIT, 1967) (10) : un ganglion proprioceptif, contigu à l'articulation dorsale fémoro-patellaire, et recevant des fibres du nerf A.

Ces deux ganglions proprioceptifs se trouvent à l'emplacement des articulations de l'appendice hypothétique primitif au stade de trois articles. Les deux dispositions sont peut-être à rapprocher, d'autant plus que le seul muscle innervé par le nerf A est mon n° 32, qui est probablement l'un des muscles phylogénétiquement les plus anciens de la patte.

D. A. PARRY a découvert en 1960 (8) un petit muscle tibial sans attaches endocuticulaires, et accolé au nerf A. Sa fonction est encore controversée. Ne s'agirait-il pas d'une formation vestigiale appartenant, comme mon n° 32, à cette musculature primordiale ?

## 2. Éléments de symétrie bilatérale

Un autre caractère important de l'arthrogenèse est l'existence d'éléments de symétrie bilatérale au niveau de chaque article. Ici encore, ces éléments apparaissent au niveau de la musculature, de l'innervation, des mécanorécepteurs.

### A. MUSCULATURE

Une musculature paire est bien visible sur des coupes transversales, du fémur par exemple : celui-ci possède trois paires de muscles dorso-ventraux (mes n°s 12-13, 16-17 et 18-19) et une paire de muscles ventraux (mes n°s 14-15, soit les n°s 14, 15 + 16 de D. A. PARRY) (4).

Ces éléments de symétrie peuvent être retrouvés dans la coxa, si l'on admet que celle-ci a subi une torsion de 90° dans un plan antéro-postérieur par rapport au télopodite. C'est ainsi que mes muscles n°s 3 et 4 (n°s 7 et 6 de D. A. PARRY) (4), issus de la paroi antéro-latérale de la coxa de part et d'autre du septum coxal pourraient être homologues de la musculature ventro-dorsale trochantérique, qui relie cet article au fémur.

### B. INNERVATION

La symétrie musculaire se double d'une symétrie de l'innervation correspondante, laquelle émerge du nerf B, et est polyneurale pour beaucoup de muscles « courts » (M. EMERIT, 1969) (3).

L'innervation superficielle allant aux mécanorécepteurs est constituée, à chaque niveau d'émergence du nerf C, par deux nerfs (antérieur et postérieur), chacun se dichotomisant en un nerf ventral et un nerf dorsal. Ces quatre nerfs vont à quatre champs mécanorécepteurs, les dorsaux portant des trichobothries.

### C. TRICHOBOTHRIOTAXIE

Ainsi, chaque article (ou groupe d'articles), chaque champ, est innervé de façon autonome. Comme conséquence, la trichobothriotaxie d'un champ évolue, au cours du développement, de façon indépendante de celle des autres champs. Certains champs peuvent ainsi présenter des retards (ou arrêts) de développement par rapport aux autres champs. Pour le tibia par exemple, le champ antérieur à un stade donné possède toujours plus de trichobothries que le champ postérieur, ce qui est en relation avec le fait que le nerf antérieur émerge du nerf C un peu proximale à l'émergence du nerf postérieur.

Une symétrie parfaite de la trichobothriotaxie, se traduisant par l'existence de deux lignes égales de trichobothries par article, n'est jamais réalisée. Par suite de l'existence d'un gradient différenciateur somato-distal, les champs tibiaux sont en avance de développement sur les champs tarsaux. Il existe aussi un gradient transversal pour chaque champ, le nerf axial jouant le rôle d'inducteur (M. EMERIT, 1964) (11). Ce gradient peut être modifié par un effet de position (contiguïté du champ avec le corps), ce qui entraîne une dissymétrie dans la disposition des trichobothries des deux champs d'un article. Ainsi, pour le tibia de la quatrième paire de pattes de *Gasteracantha*, les trichobothries du champ anti-axial sont disposées en damier, celles du champ para-axial, contigu au corps, sont en ligne droite.

Il existe enfin un « effet de position » de la patte le long du prosoma : à un stade donné, cette quatrième paire de pattes est la plus avancée en développement, l'appendice le plus en retard étant le pédipalpe.

A cette variation « externe » de la trichobothriotaxie, il convient d'ajouter une variation « interne », qui contribue à masquer la symétrie bilatérale de l'article : retard accidentel de développement d'un champ par rapport au type théorique, non apparition de certaines trichobothries intercalaires, avec régulation ultérieure.

### Conclusion

Tout cet ensemble de données est bien en accord avec la théorie de M. VACHON. Il n'est pas sans intérêt par ailleurs de rapprocher les caractères de l'arthrogenèse de ceux de la métamérisation : la segmentation de la patte est du type intercalaire, limitée distalement par la persistance d'un apotèle insegmenté ; chaque article présente une symétrie bilatérale théorique et certaines formations individualisées (musculature, innervation).

Enfin, l'étude de l'évolution trichobothriotaxique montre qu'il existe une autonomie dans le développement relatif des divers champs mécanorécepteurs de la patte des Araignées.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ PAR LES DIVERS AUTEURS, DANS LES TRAVAUX CITÉS

DILLON : *Eurypelma* sp. (Aviculariidae), *Araneus* sp. (Argiopidae)

EMERIT : *Gasteracantha versicolor* (Walck.) (Argiopidae)

FRANK : *Zygiella x-notata* (Clerck) (Argiopidae)

PARRY : *Tegenaria atrica* (Koch) (Agelenidae)

RATHMAYER : *Eurypelma hentzi*, Chamb. (Aviculariidae)

WHITEHEAD et REMPEL : *Latrodectus mactans* (Fabr.) (Theridiidae)

### Résumé

Des données morphologiques et anatomiques nouvelles, portant sur l'Aranéide *Gasteracantha versicolor* (Argiopidae), sont en accord avec la théorie de l'arthrogenèse de l'appendice arachnidien énoncée par M. VACHON (1945) : la patte dériverait par segmentations intercalaires d'un type primitif à trois protoarticles. Chaque article présente des éléments de symétrie bilatérale, et ses quatre champs mécanorécepteurs évoluent de façon autonome.

Laboratoire de Zoologie — Morphologie et Écologie  
Faculté des Sciences, place Eugène Bataillon, 34-Montpellier

### BIBLIOGRAPHIE

- (1) M. VACHON. — *Bull. Soc. zool. Fr.*, **69**, 1945, pp. 172-177.
- (2) M. VACHON. — *Arch. Zool. experim.*, **6**, 1945, pp. 271-300.
- (3) M. EMERIT. — Thèse Fac. Sci. Montpellier, AO 2888, 1969, pp. 1-434, pl. 1-98.
- (4) D. A. PARRY. — *Quart. J. micr. Sci.*, **98**, 1957, pp. 331-340.
- (5) H. FRANK. — *Zool. Jb., Anat.*, **76**, 1957, pp. 423-460.
- (6) L. S. DILLON. — *J. Morph.*, **90**, 1952, pp. 467-480.
- (7) W. F. WHITEHEAD, J. G. REMPEL. — *Canad. J. Zool.*, 1959, pp. 831-870.
- (8) D. A. PARRY. — *Quart. J. micr. Sci.*, **101**, 1960, pp. 1-8.
- (9) W. RATHMAYER. — *Zool. Anz.*, **29**, 1966, pp. 505-511.
- (10) M. EMERIT. — *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **265**, 1967, pp. 1134-1137.
- (11) M. EMERIT. — *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **258**, 1964, pp. 4843-4845.